El estudio de la heterogeneidad de la vegetación. Fitosociología y técnicas relacionadas

Susana B. Perelman; William B. Batista y Rolando J.C. León

IFEVA. Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires. CONICET
perelman@ifeva.edu.ar

Heterogeneidad de la vegetación

La vegetación que conforma los distintos paisajes naturales de la Tierra presenta heterogeneidad en el espacio y cambia en el tiempo. Uno de los problemas que aborda la ecología es la descripción de la heterogeneidad espacial y temporal de la vegetación y de sus factores determinantes en distintos niveles de percepción (Whittaker, 1972, 1975; Kolasa y Pickett, 1991).

En una amplia recorrida por cualquier paisaje natural, se puede observar que determinadas combinaciones de especies vegetales se repiten en distintos puntos. Esos conjuntos de especies, que coinciden en su ocurrencia en ambientes semejantes, permiten definir distintas *comunidades vegetales* (Whittaker, 1973). El investigador de la vegetación desea abstraer de esta observación una descripción formal de las comunidades vegetales presentes en una región, que permita caracterizar a los distintos grupos de sitios por sus aspectos comunes en composición de especies y también, eventualmente, identificar los principales factores ambientales responsables de la heterogeneidad observada en la vegetación. Aún diferencias sutiles en la composición de especies pueden estar asociadas con diferencias en algunas condiciones abióticas como la humedad o la salinidad del suelo, la disponibilidad de luz, la temperatura o la exposición a los vientos predominantes, pero también pueden reflejar distintas historias de uso de la tierra por el hombre.

¿Ordenar o clasificar?

Las diferentes aproximaciones para el estudio de la vegetación se pueden agrupar en dos grandes categorías que responden a distintas concepciones acerca de la estructura de las comunidades. La primera es la propuesta más tradicional, que considera que la vegetación está distribuida en forma de unidades naturales bien definidas (Clements, 1916, 1928). Este enfoque, utiliza como herra-

mienta a la clasificación, que agrupa a los sitios que comparten gran parte del elenco de especies en clases a las que se denominan tipos de comunidades. Generalmente, entre estas entidades se puede observar en el paisaje la presencia de otras unidades de transición que son denominadas ecotonos.

Como alternativa, el análisis de gradiente parte de concebir a la vegetación como un continuo que no puede ser dividido en unidades discretas, y estudia la estructura y variación de la vegetación de un área en términos de gradientes de factores ambientales y de poblaciones de especies (Whittaker, 1967). La herramienta asociada con esta teoría es el ordenamiento de las muestras en relación con uno o más ejes de variación, de manera que su posición relativa a estos ejes aporte la máxima información acerca de su composición.

A pesar de las discrepancias entre estos diferentes enfoques (ver Caja conceptual: distribución espacial de las comunidades: ¿*stand* o *continuum?*) la clasificación y el ordenamiento son técnicas complementarias para el estudio de la vegetación. La clasificación puede conducir a un ordenamiento para comprender mejor las relaciones entre las categorías diferenciadas, o bien para estudiar la existencia de un gradiente dentro de algunas de esas categorías. De manera análoga, el ordenamiento puede en algunos casos complementarse con una posterior clasificación que separe porciones del gradiente con mayor similitud, para facilitar el resumen de la información obtenida.

Fitosociología

Los estudios fitosociológicos

La Fitosociología o Sociología de las plantas es, en su sentido más amplio, una sub-disciplina de la Ecología vegetal, orientada a reconocer y caracterizar las comunidades vegetales de una región a partir del estudio de la ocurrencia conjunta de especies (Ewald, 2003). Se basa en la comparación de colecciones más o menos numerosas de censos de vegetación y produce como resultado final una *Tabla Fitosociológica*, que tiene como columnas a los sitios muestreados o *censos de vegetación* agrupados en *tipos de comunidades* y como filas a las *especies* presentes en los mismos, reunidas en *grupos florísticos* (se puede ver un ejemplo de Tabla Fitosociológica en el Cuadro 4).

El *método fitosociológico* o de Zürich – Montpellier, fue desarrollado por J. Braun-Blanquet (1950), y especialmente utilizado en Europa continental, donde investigadores como Duvigneand, Ellenberg y Emberger contribuyeron a perfeccionarlo dándole nuevos alcances en el campo de la agronomía y de la planificación de los recursos naturales (uso de las comunidades de malezas como indicadoras, cartografía de la vegetación aplicada a la planificación territorial o al asesoramiento agrícola, etc.).

En el marco de los estudios fitosociológicos es posible reconocer, con cierto grado de objetividad y en lapsos relativamente breves, la heterogeneidad

de la vegetación de áreas con fisonomía uniforme. El valor de este conocimiento reside en que los estudios de aspectos funcionales, imprescindibles para el diseño de manejos productivos sustentables, se pueden iniciar a la brevedad y con la certeza de localizarlos en las comunidades que presenten especial interés, ya sea porque ocupen la mayor extensión o porque sean las más valiosas en algún sentido. De esta forma, el estudio fitosociológico previo proporciona el contexto más amplio dentro del cual tienen lugar los procesos ecológicos particulares que se evalúan en los trabajos posteriores. Esta secuencia de pasos en el estudio de la vegetación permite una actividad eficiente en tiempo, en trabajo y en costos.

Caracterización del tipo de comunidad

La comparación de un cierto número de censos de vegetación y la agrupación de aquellos que son semejantes permiten abstraer un tipo de comunidad vegetal, caracterizado por una composición florística determinada en la cual ciertas especies más o menos exclusivas revelan con su presencia una particular incidencia de los factores ecológicos. Los tipos de comunidades se definen sobre la base de dos características sintéticas de la distribución de las especies: la constancia y la fidelidad.

La *constancia* es una medida de la regularidad de distribución de una especie en diferentes censos, correspondientes a otros tantos “stands” del mismo tipo de comunidad. Se expresa como el porcentaje en que se halla una especie en un número determinado de censos. Una especie con alta constancia es aquélla presente en la mayoría de los “stands” de una comunidad. En el Cuadro 1 se presentan las cinco clases de constancia definidas por Braun Blanquet.

CUADRO 1. Clases de constancia.

I	la especie está presente en menos del 20% de los “stands”
II	del 21% al 40%
III	del 41% al 60%
IV	del 61% al 80%
V	del 81% al 100%

La *fidelidad* indica el grado en que la presencia de una especie está ligada a un determinado tipo de comunidad. Las especies con baja fidelidad se presentan en muchas comunidades y aquellas con alta fidelidad en pocas o sólo en una. En el Cuadro 2 se presentan los cinco grados de fidelidad definidos por Braun Blanquet. Las especies con grado de fidelidad mayor a 3 se denominan características de la comunidad en que se presentan, las de grado 2 son compañeras y las de grado 1 accidentales.

CUADRO 2. Grados de fidelidad.

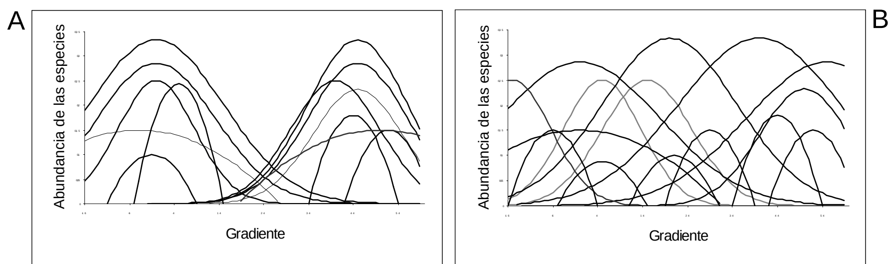
5	*especies exclusivas:* completamente o casi completamente restringidas a una comunidad.
4	*especies selectivas:* más frecuentemente en una comunidad pero también, aunque raramente, en otras.
3	*especies preferenciales:* con mayor abundancia y vitalidad en una comunidad, pero también presente en otras.
2	*especies indiferentes:* sin preferencia particular por una comunidad.
1	*especies accidentales:* intrusos accidentales o muy poco frecuentes en una comunidad.

Colección de datos

El método fitosociológico consta de dos partes fundamentales: una se desarrolla a campo y la otra en el gabinete. Es conveniente que la primera sea precedida por un trabajo de recopilación de datos generales de la zona (topografía, flora, suelos, clima, modalidades agrícolas o pastoriles, etc.). Cuando existen

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS COMUNIDADES:
¿STAND O CONTINUUM?

Uno de los objetivos de la Ecología es explicar las diferencias que se observan de un sitio a otro en la composición florística de la vegetación. En relación con este problema, los ecólogos que estudian las comunidades han discutido durante décadas cuál es la forma en que las especies se distribuyen en respuesta a los cambios del ambiente: ¿Las especies forman conjuntos discernibles que aparecen y desaparecen en determinados puntos del gradiente, como muestra la Figura A? ¿O, por el contrario, cada especie responde de manera independiente a los cambios ambientales, como se ve en la figura B? En el primer caso, no caben dudas acerca de la existencia de comunidades distintas y reconocibles. En el segundo, sólo se pueden definir comunidades si se establecen divisiones más o menos arbitrarias en el gradiente. Estas alternativas fueron la base de la larga controversia entre la Escuela Fitosociológica (BRAUN BLANQUET, 1950) y la Escuela del *Continuum* (WHITTAKER, 1973). La primera veía a las comunidades vegetales como entidades discretas a las que intentaba clasificar. La segunda, en cambio, consideraba que las comunidades varían continuamente en el espacio y, por lo tanto, clasificarlas era un esfuerzo inútil.



fotografías aéreas del área, lo más adecuado es realizar un trabajo de foto-interpretación con el objeto de reconocer distintos "paisajes". Se entiende por "paisaje" toda área en la cual se repiten en forma más o menos homogénea elementos topográficos, geomorfológicos, de uso, y de fisonomía de la vegetación, que permiten diferenciarla de las circundantes. Este paso previo al inventario permite realizar un trabajo de muestreo más eficiente en tiempo, esfuerzo y costo.

En cada uno de los "paisajes" determinados previamente se delimitan áreas piloto representativas donde se efectúa el trabajo a campo. Este trabajo radica en realizar censos fitosociológicos en los distintos "stands" presentes dentro de las áreas piloto. La realización de un censo consiste en: 1) confección de una lista de especies presentes en un área de tamaño adecuado, previa determinación del área mínima, demarcada dentro de un *"stand"* homogéneo; 2) caracterización de cada especie en cuanto a abundancia-cobertura (ver Cuadro 3), sociabilidad, periodicidad y vitalidad. A ello se agregan datos que permitan reubicar el lugar del censo (coordenadas, distancias relativas, aspecto, etc.) y que lo caractericen ecológicamente (pendiente, altura relativa, exposición, relaciones de vecindad, características evidentes del suelo o de las influencias bióticas).

Las diferencias entre estas dos visiones parecen estar relacionadas con la naturaleza de la vegetación que estudiaban los ecólogos de cada una de las escuelas. La Escuela Fitosociológica se desarrolló a partir del estudio de la vegetación de Europa, fuertemente fragmentada por muchos siglos de intensa intervención humana. Allí, los fitosociólogos encontraron que la vegetación se organizaba en áreas relativamente discretas, con vegetación estructural y florísticamente homogéneas que denominaron "stands". Estos científicos desarrollaron un método de clasificación con el cual se agrupan los "stands" que presentan combinaciones similares de especies y permiten caracterizar tipos de comunidades. La Escuela de *Continuum*, en cambio, se desarrolló en América del Norte donde los ecólogos estudiaban vastas extensiones de bosques casi vírgenes cuya estructura y composición cambiaba gradualmente en el espacio. Estos ecólogos denominaron *continuum* al gradiente de vegetación que observaban y desarrollaron para su estudio los métodos de análisis de gradiente.

La variación de la composición de las comunidades es en realidad el resultado de las diferencias entre sitios en el azar de la dispersión, en la historia de perturbaciones y en las condiciones del ambiente biótico y abiótico a las que las diferentes especies responden individualmente. Los "stands" bien definidos aparecen en situaciones en las cuales estos controles varían abruptamente en el espacio. Por ejemplo, en la Pampa Deprimida, la composición florística del pastizal puede cambiar casi completamente en distancias de unos pocos metros en lugares donde hay cambios marcados en las características del suelo. También es común que la presencia de alambrados entre potreros con diferente historia de uso agrícola o pastoril determine la formación de "stands" de vegetación bien diferenciados. Los *continua* o gradientes de vegetación, en cambio, aparecen donde los factores que controlan la composición florística varían gradualmente en el espacio. Por ejemplo, en potreros muy extensos del pastizal de la Pampa Interior, la distancia a la aguada determina un gradiente de intensidad de pastoreo que se manifiesta en una variación gradual de la abundancia de las diferentes especies. La controversia inicial parece resuelta, en la naturaleza hay ejemplos tanto de comunidades discretas y clasificables como de gradientes de vegetación.

Cuadro 3. Escala de *abundancia-cobertura* según Braun-Blanquet.

+	individuos raros o muy raros, cobertura muy débil
1	individuos bastante abundantes, cobertura débil
2	individuos muy abundantes, cubren más de 1/20 de la superficie total
3	cualquier número de individuos que cubren de ¼ a ½ de la superficie total
4	cualquier número de individuos que cubren de ½ a ¾ de la superficie total
5	cualquier número de individuos que cubren más de ¾ de la superficie total

Construcción de la Tabla Fitosociológica

El trabajo en gabinete tiene por objeto reunir y comparar todo el material de censos a los efectos de seleccionar grupos de especies con fidelidad acentuada que permitan agrupar a los censos sobre la base de sus similitudes florísticas (Cuadro 4). A partir de una tabla que reúne la totalidad de los censos realizados se seleccionan las especies que aparecieron frecuentemente en los mismos censos. Así quedan constituidos distintos grupos florísticos que dan origen a una tabla parcial, en la que son transcriptas sólo dichas especies. Los distintos grupos florísticos están presentes sólo en parte de los censos y esto permite clasificarlos. El grupo florístico está constituido por especies que conviven habitualmente en la misma comunidad o comunidades, debido a sus requerimientos ecológicos semejantes o complementarios o a relaciones de mutualismo.

A partir de la tabla parcial se ordenan los censos utilizando como criterio la presencia o ausencia de los distintos grupos florísticos detectados, de esta forma se construye una tabla parcial ordenada. En esta tabla se ubican contiguamente los censos que presentan similar combinación de grupos florísticos, de manera que se evidencian las distintas combinaciones que se presentan en la totalidad de los censos realizados (Mueller-Dombois y Ellemberg, 1974). Cada conjunto de censos con igual combinación de grupos florísticos permite definir una diferente unidad fitosociológica o tipo de comunidad. Si bien raramente o nunca se manejan censos idénticos, determinado número de ellos presentan a menudo una homogeneidad que permite diferenciarlos del resto. Cada unidad fitosociológica definida representa a las combinaciones reales de grupos florísticos encontradas en el área, independientemente de que los grupos sean exclusivos de la unidad en cuestión o formen parte de más de una de ellas.

Sobre la base de la tabla parcial ordenada, se confecciona la tabla condensada, en la cual cada columna resume características de los censos correspondientes a cada unidad fitosociológica definida. Para cada una de las especies de la tabla parcial, ordenadas por grupos, se presenta el rango de constancia medido en cada unidad (Cuadro 5). Las categorías de constancia utilizadas son las definidas por Braun-Blanquet. Esta tabla, confeccionada con censos realizados en un número

CUADRO 4. Tabla Fitosociológica ordenada. Los valores 1 indican presencia de las especies en los sitios inventariados. Los censos son un subconjunto de los censos realizados para estudiar relictos de pastizal en una transección este-oeste en el norte de la pampa agrícola (BURKART *ET AL.*, 1999).

Segmento	A					B					C				
Longitud	54º 48'- 60º 12'					60º 05'- 62º 24'					62º 45'- 63º 44'				
Especies \ Censos	44	42	41	40	39	38	37	36	35	34	48	58	54	55	56
Acicarpha tribuloides	1	1	1	1											
Carthamus lanatus	1	1	1	1	1										
Baccharis articulata	1	1	1	1											
Centaurea calcitrapa	1	1	1	1	1										
Chevreulia sarmentosa		1	1	1	1										
Gerardia communis	1	1	1	1	1										
Paspalum notatum			1	1	1										
Verbena montevidensis	1		1	1	1										
Pterocaulon subvirgatum	1	1	1	1	1										
Stipa hyalina	1	1	1	1	1										
Briza minor	1	1	1	1	1		1								
Juncus imbricatus	1		1	1	1		1	1	1	1					
Cyperus reflexus	1	1	1		1	1		1	1	1					
Hypochoeris radicata		1	1	1	1	1	1	1	1	1		1			
Ambrosia tenuifolia	1		1			1			1	1	1				
Stipa papposa	1	1	1	1	1					1	1	1			
Bothriochloa laguroides	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
Carduus acanthoides	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1			1
Ammi majus	1	1				1	1	1	1	1		1			
Wahlenbergia linarioides	1	1					1	1	1	1	1	1		1	
Stipa neesiana	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1			1
Briza subaristata		1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	
Thelesperma megapotamicum											1	1	1	1	
Pfaffia gnaphaloides											1	1	1	1	1
Rhynchosia senna											1	1	1	1	1
Bromus auleticus											1		1	1	1
Stipa melanosperma											1	1			1
Diplotaxis tenuifolia											1			1	1
Elyonurus muticus											1	1			1
Sorghastrum pellitum											1	1	1	1	1

limitado de "stands" de la región, permitirá reconocer los restantes "stands" pertenecientes a los tipos de comunidades definidas.

La sintaxonomía

La escuela de fitosociología centroeuropea desarrolló tempranamente una clasificación de comunidades en distintos niveles jerárquicos con una estricta

CUADRO 5. Constancia de las especies en los segmentos longitudinales de la transección este oeste presentada en el Cuadro 4. Las clases de constancia corresponden a las definidas por Braun Blanquet (Cuadro 1).

	A	**B**	**C**
Especies	54º 48'- 60º 12'	60º 05'- 62º 24'	62º 45'- 63º 44'
Acicarpha tribuloides	IV		
Carthamus lanatus	V		
Baccharis articulata	IV		
Centaurea calcitrapa	V		
Chevreulia sarmentosa	IV		
Gerardia communis	V		
Paspalum notatum	III		
Verbena montevidensis	IV		
Pterocaulon subvirgatum	V		
Stipa hyalina	V		
Briza minor	V	I	
Juncus imbricatus	IV	IV	
Cyperus reflexus	IV	IV	
Hypochoeris radicata	IV	V	I
Ambrosia tenuifolia	II	III	I
Stipa papposa	V	I	II
Bothriochloa laguroides	V	V	III
Carduus acanthoides	IV	V	III
Ammi majus	II	V	I
Wahlenbergia linarioides	II	IV	III
Stipa neesiana	V	IV	III
Briza subaristata	IV	IV	IV
Thelesperma megapotamicum			IV
Pfaffia gnaphaloides			V
Rhynchosia senna			V
Bromus auleticus			IV
Stipa melanosperma			III
Diplotaxis tenuifolia			III
Elyonurus muticus			III
Sorghastrum pellitum			V

taxonomía, denominada progresión sociológica por BRAUN-BLANQUET (1950), basada sobre especies características y diferenciales de cada nivel. La extraordinaria abundancia de inventarios de vegetación y de descripciones de esa región permitió el desarrollo de esa rama de la fitosociología que se denominó

Sintaxonomía. Así se postularon reglas para la descripción y la denominación de las entidades fitosociológicas propuestas (*vg*. variante, sub-asociación, asociación, alianza, orden, clase) imitando la taxonomía de las plantas. Sin embargo, la analogía implícita entre taxonomía y sintaxonomía es apenas superficial, ya que las comunidades vegetales no presentan lazos de genealogía y son mucho más difíciles de circunscribir que la gran mayoría de las especies vegetales (Ewald, 2003).

El legado de la Fitosociología

Sin duda, los aspectos más valiosos de la Fitosociología, son aquellos que posibilitan confirmar o rectificar de manera objetiva y eficiente la heterogeneidad de la vegetación que un buen observador identifica en una región dada. Por otra parte, la presentación de resultados mediante tablas fitosociológicas, que constituyen una definición por extensión de las comunidades de la región, facilita el intercambio claro y honesto de información entre investigadores.

Asimismo, un importante legado de la Fitosociología es la inmensa cantidad de datos compatibles que ha generado en todo el mundo (Berendsohn *et al.,* 1999). Estas bases de datos estimulan trabajos de síntesis que permiten responder interrogantes conceptuales acerca de la biodiversidad en distintas escalas. Por otra parte, el trabajo de campo que da origen a esta información, basado en el registro de *todas* las especies de plantas visibles en una parcela de tamaño determinado, previa recorrida para verificar la homogeneidad del stand, es en sí mismo un ejercicio fundamental de entrenamiento en el estudio de la biodiversidad y la conservación biológica. En cambio, el esfuerzo de la sintaxonomía por ubicar dentro de un esquema jerárquico formal a las comunidades definidas y descriptas en distintas regiones del planeta parece tener importancia secundaria.

El análisis multivariado y la Fitosociología

El análisis multivariado descriptivo provee de herramientas complementarias a la Fitosociología. En este sentido, las técnicas de clasificación y ordenamiento permiten identificar patrones de variación en grandes conjuntos de datos mediante procedimientos algebraicos pasibles de ser traducidos a algoritmos matemáticos. En consecuencia, estas técnicas facilitan el trabajo de comparación de grandes conjuntos de censos con la ayuda de programas de computación.

Las muestras de comunidades vegetales, ya sea que las describan por presencia o por abundancia de las especies que las componen, son multivariadas porque presentan valores de distintas variables (especies) en cada uno de los sitios estudiados. En consecuencia, se ha aplicado una amplia serie de métodos multivariados descriptivos a la matriz de composición de comunidades (Gauch,

1982; Pielou 1984) con el objeto de facilitar el análisis, descripción e interpretación de una estructura que está implícita en los datos pero no es fácilmente reconocible a simple vista.

Los métodos multivariados de *clasificación* permiten el reconocimiento de tipos de comunidades como abstracción a partir de la matriz original de censos por especies. Mediante estos métodos, es posible agrupar automáticamente tanto los sitios que comparten la presencia de determinadas especies y la ausencia de otras como las especies que aparecen con frecuencia en los mismos sitios. Los conjuntos de sitios inventariados que presentan composición florística semejante representan tipos de *comunidades* vegetales y los conjuntos de especies que coinciden en su ocurrencia y/o abundancia a través de los sitios conforman los *grupos florísticos*. La semejanza de objetivos con el método fitosociológico es evidente. La única ventaja relativa que presentan las clasificaciones numéricas sobre aquél es la de facilitar el procesamiento de grandes conjuntos de datos mediante computadoras. El desarrollo de técnicas numéricas de clasificación ha sido muy prolífico: existen técnicas jerárquicas y no jerárquicas, politéticas y monotéticas, divisivas y aglomerativas (Anderberg, 1973; Everitt, 1977; Legendre y Legendre, 1998), que combinadas con distintas medidas de distancia (Kaufman y Rousseeuw, 1990), conforman un amplio espectro de opciones de análisis.

A diferencia de los métodos de clasificación, que asignan sitios o especies a clases discretas, las técnicas de *ordenamiento o reducción de dimensión* ordenan los sitios inventariados en relación con una o más variables continuas, que son combinaciones lineales de las variables originales. Los datos, que originalmente comprenden muchas dimensiones (típicamente decenas a cientos de especies y censos) son presentados en pocas dimensiones (generalmente una a tres), que optimizan en algún aspecto la representación de los mismos. Estas pocas dimensiones frecuentemente permiten realizar interpretaciones acerca del ambiente, ya que la mayoría de los estudios de comunidades comprenden unos pocos gradientes de factores ambientales principales determinantes de la heterogeneidad de la vegetación (Figura 1). La reducción de dimensión del conjunto de datos de vegetación permite, en consecuencia, generar hipótesis acerca de las relaciones entre vegetación y ambiente (Gauch y Whittaker, 1981). Las técnicas de *ordenamiento* o de reducción de dimensión más ampliamente usadas son las que se basan en el análisis de autovalores y autovectores como el Análisis de Componentes Principales (Hotelling, 1933) y el Análisis de Correspondencia (Hill, 1974; Greenacre, 1984; Lebart *et al.,* 1984).

Métodos multivariados de clasificación

Clasificación jerárquica

En todas las áreas de la ciencia, la clasificación jugó tempranamente un importante rol como instrumento conceptual para el tratamiento de la hete-

rogeneidad de los objetos de estudio y la predicción de sus atributos. Dos ejemplos clásicos son la Clasificación de las Especies de Linneo y la Tabla Periódica de Elementos de Mendeleiev. Las técnicas *jerárquicas* de clasificación fueron ampliamente usadas en Ecología y Taxonomía, probablemente respondiendo a los sistemas jerárquicos de la Botánica y la Fitosociología, establecidos mucho antes de la aparición de los métodos cuantitativos modernos.

Los métodos aglomerativos jerárquicos comienzan calculando todas las disimilitudes o distancias entre los pares de objetos a clasificar. Los objetos que presentan entre sí la menor disimilitud se fusionan en un primer paso para formar un grupo. El paso siguiente, consiste en calcular las disimilitudes de los demás objetos al nuevo grupo y nuevamente fusionar aquellos que presenten la menor distancia entre sí. El proceso continúa iterativamente hasta que todos los objetos constituyen un grupo único y queda establecida una jerarquía que generalmente se representa por un dendrograma (Fig. 2). Los distintos algoritmos de fusión difieren entre sí en el paso que consiste en calcular las nuevas distancias después de cada fusión (ver abajo estrategia de fusión).

Medida de distancia

Las medidas de distancia y de similitud permiten cuantificar el grado de asociación entre pares de unidades. Las similitudes generalmente varían en el rango cero-uno y los valores mayores implican una mayor semejanza entre sitios en la composición de especies. Contrariamente, distancias mayores implican menor semejanza. Si bien algunos métodos operan más naturalmente con distancias y otros lo hacen con similitudes, no es definitorio que se hayan calculado unas u otras ya que las distancias pueden transformarse en similitudes y viceversa. Por ejemplo, la similitud s_{ij} en el rango cero a uno, se puede transformar en la distancia d_{ij} mediante la siguiente operación: $d_{ij} = 1 - s_{ij}$, asumiendo que la similitud de un sitio consigo mismo es igual a uno (Digby y Kempton, 1991).

Cuando se comparan censos de vegetación sobre la base de la presencia y ausencia de especies, se utilizan medidas de similitud para variables binarias. Las más frecuentemente utilizadas en estudios de vegetación parten de la construcción de una tabla de contingencia como la siguiente:

		censo f	
		presentes	ausentes
censo g	presentes	a	b
	ausentes	c	d

Donde *a* es el número de especies presentes en ambos censos, *b* es el número de especies presentes en el censo g y ausentes en el censo f, *e* es el

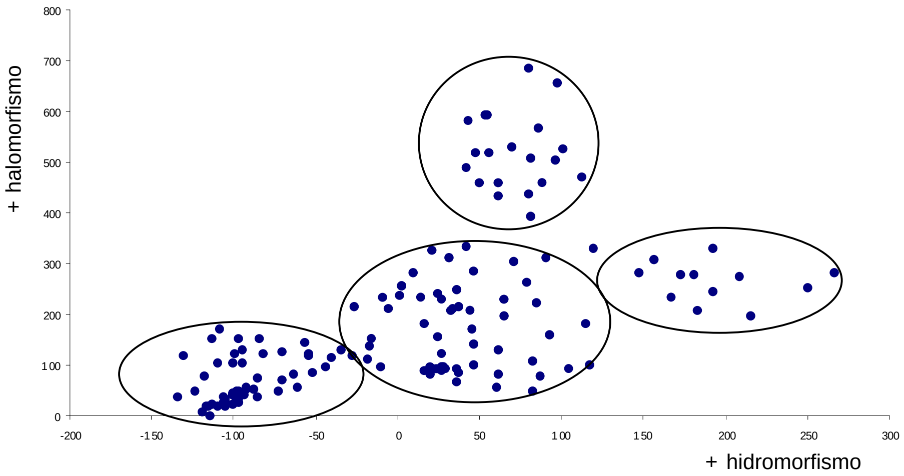


FIGURA 1. Ordenamiento de censos de pastizal de la Pampa Deprimida en el que se pueden observar los principales gradientes ambientales asociados a la heterogeneidad de la vegetación (adaptado de Perelman *et al.,* 2001).

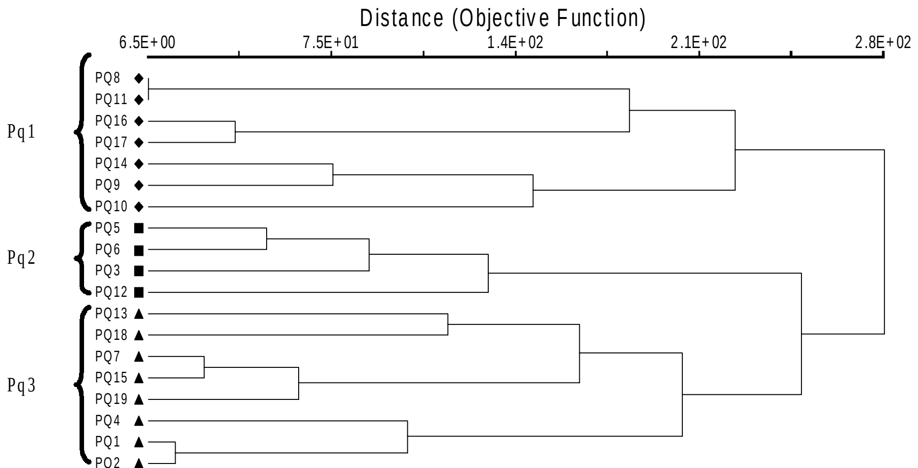


FIGURA 2. Dendrograma que muestra el resultado de una clasificación jerárquica de 19 censos de pastizal en tres grupos (Perelman *et al.,* 2003).

número de especies presentes en el censo f y ausentes en el censo g, y *d* es el número de especies ausentes en ambos.

Sorensen (1948) $s(f,g) = 2a/(2a+b+c)$ (1)

Jaccard (1912) $s(f,g) = a/(a+b+c)$ (2)

El coeficiente de similitud de Sorensen (1948) es apropiado para comparar censos de vegetación de una región amplia, donde la tasa total de reemplazo de especies es alta, porque presenta mayor sensibilidad en similitudes bajas que el índice de Jaccard (1912). Presentaremos como ejemplo una tabla parcial (Cuadro 6) conformada por un subconjunto de los censos que fueron realizados para definir las comunidades vegetales de la depresión de Laprida (Batista *et al.,* 1988). Para los primeros censos de la tabla se calculó el índice de Sorensen (Cuadro 7), a continuación se presentan diferentes estrategias de fusión, y más adelante se ilustrará como opera una de ellas para clasificarlos a partir de estos índices de similitud.

Estrategia de fusión

El punto crucial en el que difieren las estrategias de fusión es la forma en que cada una calcula las distancias de cada individuo o grupo con el nuevo grupo formado por la fusión del grupo *Q* de *q* individuos y el grupo *R* de *r* individuos. A continuación se presenta el cálculo de la nueva matriz de distancias que se realiza en cada paso de fusión tal como lo proponen algunos de los métodos de aglomeración.

***Single linkage* o vecino más cercano** (SL) (Sneath, 1957)

Este método define la distancia entre dos grupos como la mínima distancia entre los individuos de ambos:

$$d(R,Q) = \min \{\underline{d}(i,j)\}, \quad \forall\ i \in R, j \in Q$$

la segunda parte de la ecuación se lee: *para todo elemento i perteneciente al grupo R, y todo elemento j perteneciente al grupo Q.*

La actualización de las distancias después de cada fusión se realiza bajo la misma definición.

Complete linkage o vecino más lejano (CL) (Sokal y Sneath, 1963)

Opera de manera análoga al anterior pero considera la distancia máxima entre individuos:

$$d(R,Q) = \text{máx} \{\underline{d}(i,j)\}, \quad \forall\ i \in R, j \in Q$$

Unweighted pair-group average method (UPGMA) ***o Aglomeración por similitud media*** (Sokal y Michener, 1958).

CUADRO 6. Subconjunto de los censos que fueron realizados para definir las comunidades vegetales de la depresión de Laprida (BATISTA *ET AL.*, 1988).

	7	56	4	72	32	48	5	6	53	26	8	34	15	30
Adesmia bicolor		0,5		5			1	1	0,1		1		0,5	0,1
Agrostis jurguensis			0,1							0,5		0,5		
Althernantera phyloxeroides			0,5							10				
Asclepias mellodora		0,1		0,1			0,5				0,1		0,1	0,5
Berroa gnaphalioides		0,1		0,5			0,5	0,5	0,5		0,1		0,5	0,1
Bothriochloa laguroides									0,5				0,5	5
Bromus mollis	0,5				20	5		0,5	1					1
Bromus unioloides	0,1	0,1			5	1	0,1		0,5				0,5	0,5
Cardus acchantoides	0,5	1		1	0,5	0,5		25	0,5		1		1	0,5
Cyperus reflexus	0,1	1	0,5		0,1	0,5	0,5	0,1	0,5	1	0,1		0,5	
Distichlis scoparia				0,5		0,1			30				5	25
Distichlis spicata				0,5					0,1	0,1			0,5	0,5
Eryngium ebracteatum			0,5							0,1		0,5		
Eryngium echinatum		1	1	0,1			0,5	0,5		1	0,5	1		0,5
Gamochaeta spicata		0,1		0,5					0,1		1		0,5	
Gratiola peruviana			0,1							0,5		0,5		
Juncus balticus												0,5		
Leersia hexandra			10							10		25		
Lepidium spicatum		0,5		0,5			0,1		1		0,5		0,1	1
Lolium multiflorum	15	5	10	15	10	5	15	5	15	10	10	5	10	5
Ludwigia peploides										0,5		0,5		
Melica brasiliana									0,5				5	0,1
Mentha pullegium		5	40	0,1	0,1		1	1		35	5	15		0,1
Paronichia brasiliana				1					0,1				0,1	0,1
Phyla canescens	1	5	5	1	1	10	10	0,1	1	1	10	5	1	1
Physalis viscosa		0,1		0,1	0,5	0,5		1	1				0,1	
Piptochaetium bicolor									5				10	1
Piptochaetium montevidense		0,5		10			5	0,5	0,5		1		5	1
Stenandrium trinerve				0,1	0,5				0,1				0,1	0,1
Stipa neesiana								0,5	0,5					
Stipa trichotoma		10		40		1	5	5	25		5		40	10
Turnera pinnatifida				0,1				0,1	1				0,5	0,1

En este método de fusión la distancia entre dos grupos se define como la media de todas las distancias entre pares cruzados de elementos de cada grupo:

$$d(R,Q) = \sum_i \sum_j \underline{d}(i,j) \,/\, (r\, q)\ , \quad \forall\ i \in R, j \in Q$$

Se utilizará este método para clasificar los primeros censos del Cuadro 6, a partir de las similitudes presentadas en el Cuadro 7. En el primer paso, se

fusionan los censos 7 y 32, que son los que presentan mayor similitud. Luego se recalculan los índices para el nuevo grupo (7+32) contra los demás censos. Finalmente, queda establecida la jerarquía, donde se pueden delimitar tres grupos de censos, la homogeneidad interna de los grupos y el nivel de similitud entre ellos (Fig. 3).

CUADRO 7. Coeficiente de Similitud de Sorensen, calculado sobre la base de los valores de presencia/ausencia de las especies, para los primeros censos del Cuadro 6.

	C7	C56	C4	C72	C32	C48
C7	1	0,48	0,38	0,25	0,80	0,80
C56	0,48	1,00	0,40	0,79	0,58	0,58
C4	0,38	0,40	1,00	0,29	0,42	0,32
C72	0,25	0,79	0,29	1,00	0,44	0,44
C32	0,8	0,58	0,42	0,44	1,00	0,78
C48	0,8	0,58	0,32	0,44	0,78	1,00

Para el conjunto total de sitios la jerarquía resultante se presenta en la Figura 4. También se puede obtener una jerarquía para las especies a través de una clasificación que considera su presencia o ausencia coordinada en los censos. Finalmente, se ordena la tabla acomodando filas y columnas acorde a los resultados de las clasificaciones de censos y de especies. El Cuadro 8 presenta el resultado de las clasificaciones simultáneas para el subconjunto de censos del Cuadro 6, donde los censos están ordenados en cuatro unidades fitosociológicas y las especies en cinco grupos florísticos.

El estudio de gradientes de vegetación

Distribución de las especies en los gradientes ambientales

La variabilidad de los factores físicos y biológicos del ambiente determina diferencias en la disponibilidad y modalidad de oferta de recursos para las plantas, afectando el crecimiento y la aptitud individual de las especies (WHITTAKER, 1967; WIENS, 1976; AUSTIN, 1980). El modelo conceptual habitual en trabajos de descripción establece que las especies están confinadas a rangos determinados de las condiciones ambientales y se reemplazan unas a otras a lo largo de los gradientes (GLEASON, 1926; AUSTIN, 1980). Cada especie aparece en un rango limitado y ca-

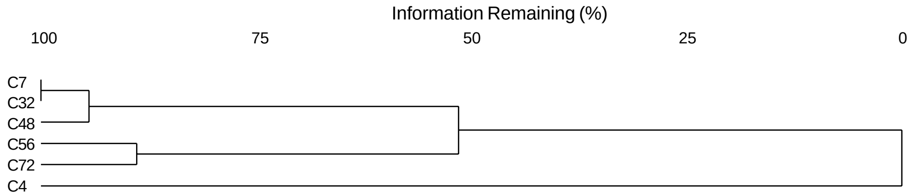


FIGURA 3. Jerarquía resultante de la aglomeración por similitud media, basada en la matriz de similitudes de la Tabla 7. En el primer paso se fusionan los censos 7 y 32. Luego se recalculan los índices para el nuevo grupo (7+32) contra los demás censos.

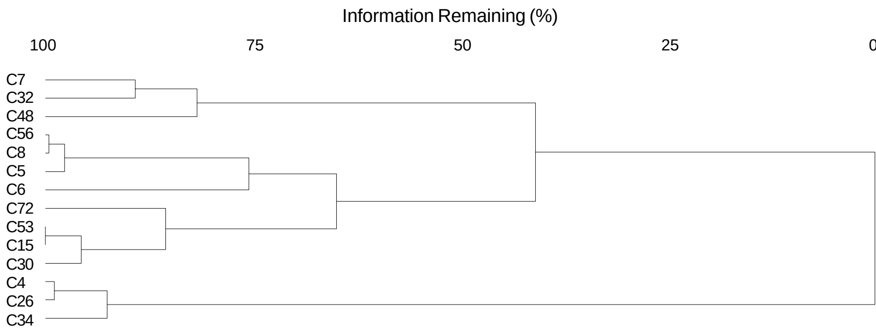


FIGURA 4. Clasificación del conjunto de censos de la Depresión de Laprida (Tabla 6) mediante la técnica de Aglomeración por Similitud Media.

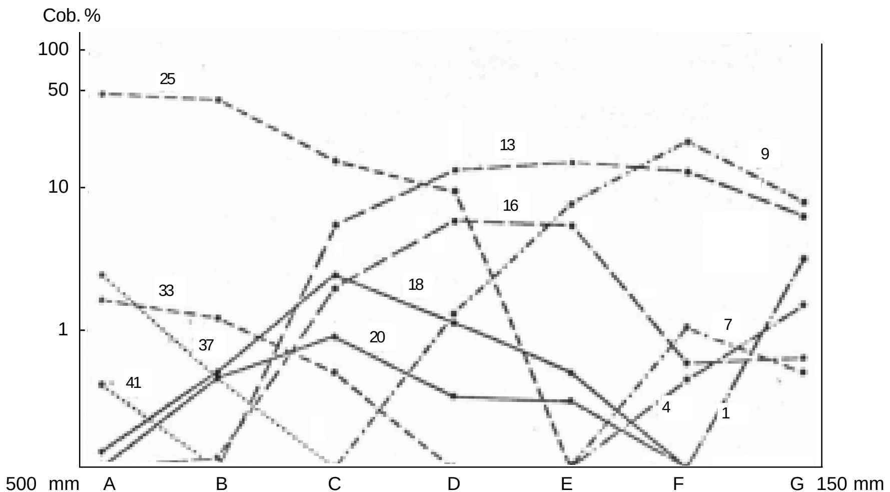


FIGURA 5. Gráfico de distribución de los valores de importancia (escala logarítmica) de especies características de los distintos grupos ecológicos a lo largo de los segmentos que conforman el gradiente.
1 *Nassauvia glomerulosa*; 4 *Stipa ibari*; 7 *Verbena ligustrina*; 9 *Stipa humilis*; 13 *Stipa speciosa*; 16 *Cajophora* sp; 18 *Festuca argentina*; 20 *Perezia recurvata*; 25 *Festuca pallescens*; 33 *Lathyrus maguellanicus*; 37 *Achaena pinnatifida.* (León y Facelli 1981).

CUADRO 8. Tabla ordenada correspondiente a los censos presentados en el Cuadro 6. Esta tabla resume el resultado de la clasificación de censos (ver dendrograma en la Figura 5) y de una clasificación equivalente de las especies.

Unidad	1	1	1	2	2	2	2	3	3	3	3	4	4	4
Especie	C7	C32	C48	C56	C5	C6	C8	C72	C53	C15	C30	C4	C26	C34
Brommol	0,5	20	5			0,5			1		1			
Bromuni	0,1	5	1	0,1	0,1				0,5	0,5	0,5			
Cardacc	0,5	0,5	0,5	1		25	1	1	0,5	1	0,5			
Physvis		0,5	0,5	0,1		1		0,1	1	0,1				
Stipnee						0,5			0,5					
Cyperef	0,1	0,1	0,5	1	0,5	0,1	0,1		0,5	0,5		0,5	1	
Lolmult	15	10	5	5	15	5	10	15	15	10	5	10	10	5
Phylcan	1	1	10	5	10	0,1	10	1	1	1	1	5	1	5
Mentpul		0,1		5	1	1	5	0,1			0,1	40	35	15
Erynech				1	0,5	0,5	0,5	0,1			0,5	1	1	1
Adesbic				0,5	1	1	1	5	0,1	0,5	0,1			
Asclmel				0,1	0.5		0.1	0,1		0,1	0,5			
Berrgna				0,1	0,5	0,5	0,1	0,5	0,5	0,5	0,1			
Lepispi				0,5	0,1		0,5	0,5	1	0,1	1			
Piptmon				0,5	5	0,5	1	10	0,5	5	1			
Stiptri			1	10	5	5	5	40	25	40	10			
Agrjurg												0,1	0,5	0,5
Altphyl												0,5	10	
Erynebr												0,5	0,1	0,5
Gratper												0,1	0,5	0,5
Leerhex												10	10	25
Juncbal														0,5
Ludwpep													0,5	0,5
Melibra									0,5	5	0,1			
Bothlag									0,5	0,5	5			
Distsco			0,1					0,5	30	5	25			
Distspi								0,5	0,1	0,5	0,5		0,1	
Stentri		0,5						0,1	0,1	0,1	0,1			
Gamospi				0,1			1	0,5	0,1	0,5				
Turnpin						0,1		0,1	1	0,5	0,1			
Parobra								1	0,1	0,1	0,1			
Piptbic									5	10	1			

racterístico de factores del ambiente y, dentro del mismo, tiende a ser más abundante alrededor de su óptimo ambiental particular.

Los gradientes ambientales no poseen, necesariamente, una representación física real continua en el espacio o en el tiempo. Un gradiente de alcalinidad en un potrero, por ejemplo, puede estar representado por manchones de suelo no contiguos y desordenados que presentan distintos valores de pH.

Análisis directo e indirecto de gradiente

El estudio de la distribución de las comunidades bióticas a lo largo de gradientes ambientales se denomina *análisis de gradiente* (WHITTAKER, 1967).

En el *análisis directo de gradiente* las unidades muestrales son ordenadas a lo largo de uno o más gradientes de factores ambientales medidos. Por el contrario, en el *análisis indirecto de gradiente*, los gradientes ambientales no son estudiados directamente sino que se infieren a partir la identificación de gradientes de variación en la composición de la vegetación.

Este razonamiento dirigido a descubrir factores determinantes de la estructura de las comunidades es utilizado de manera regular e intuitiva por los naturalistas de campo experimentados (Palmer, 1993). Es frecuente que un naturalista al observar una lista de abundancias de las especies en varios sitios, sea capaz de ordenar con poco error los sitios muestreados a lo largo de un gradiente de humedad, de elevación o de orientación norte-sur, aún si los datos de los factores ambientales no han sido registrados. Esto se debe a que los datos poseen una estructura intrínseca y redundancia (Gauch, 1982; Pielou, 1984). Es bastante sencillo detectar dicha estructura en pequeños conjuntos de datos, aún para alguien poco familiarizado con los sitios y especies particulares. En cambio, es muy dificultoso ordenar intuitivamente conjuntos de datos extensos y complejos sin la ayuda de técnicas de ordenamiento multivariadas.

El *análisis directo de gradiente* formula *a priori* hipótesis de correlación de la vegetación con determinados factores ambientales. En cambio, en el *análisis indirecto de gradiente* se derivan ejes abstractos que representan los principales sentidos de variación en la composición florística (ter Braak y Prentice, 1988; Batista, 1991). En este caso, los ejes de variación pueden o no corresponder a gradientes ambientales reales y, aún cuando corresponden, los factores ambientales no son estudiados de forma directa sino inferidos a través de su efecto en la composición de la vegetación.

Métodos multivariados de ordenamiento

Los métodos de ordenamiento más ampliamente usados en Ecología son los de la familia del *Análisis de Correspondencia* (Hill, 1973, 1974; Greenacre, 1984; Jongman *et al.,* 1987; Palmer, 1993). Se trata de una serie de técnicas de ordenamiento también denominadas métodos de Promedios Ponderados (ter Braak y Prentice, 1988; Palmer, 1993), que derivan simultáneamente puntajes para las observaciones y para las variables de un conjunto de datos multivariados. Estas técnicas buscan la mejor representación simultánea para las filas y las columnas de una matriz.

La familia del Análisis de Correspondencia comprende técnicas de análisis directo de gradiente: Promedios Ponderados (*Weighted Averaging:* WA, Whittaker, 1973), Análisis de Correspondencia Canónica (ACC, ter Braak, 1985; 1986; 1987) y técnicas de análisis indirecto de gradiente: Análisis de Correspondencia (AC), sinónimo en ecología de Promedios Recíprocos (*Reciprocal Averaging*, Hill, 1973; 1974) y Análisis de Correspondencia Corregido (*Detrended Correspondence Análisis*- DCA).

Método de promedios ponderados (WA)

El WA parte de un gradiente conocido y lo utiliza para construir puntajes para las especies: calcula un puntaje s_i para la especie *i* basado en las abundancias de la especie en cada posición del gradiente. Si el sitio *j* está ubicado en la posición w_j del gradiente ambiental, entonces la especie i con abundancia x_{ij} en el sitio *j*, tendrá un puntaje s_i :

$$s_i = \sum_i x_{ij} w_j / \sum_i x_{ij}$$

La Figura 5 muestra la variación de la cobertura de algunas de las especies más importantes de la estepa patagónica a lo largo de un gradiente de precipitaciones, en el SW de Chubut. En las abscisas se representa el gradiente de condiciones hídricas, desde 500 mm de precipitación media anual en A hasta menos de 150 mm en G. Las poblaciones presentan distribuciones de tipo unimodal, cada una con su óptimo en distintas posiciones del gradiente y diferente amplitud, según su adaptación a distintos niveles de disponibilidad hídrica. El puntaje para cada especie se calcula a partir de la abundancia que presenta en cada una de las posiciones del gradiente de precipitaciones.

Análisis de Correspondencia (Promedios recíprocos)

El enfoque de Promedios Recíprocos deriva de la técnica de Promedios Ponderados de análisis directo de gradiente. En este método los puntajes obtenidos para las especies forman en sí mismos un gradiente que es utilizado para calcular un nuevo gradiente de sitios:

$$w_j = \sum_i x_{ij} s_i / \sum_i x_{ij}$$

El nuevo gradiente de sitios es utilizado para calcular un nuevo gradiente de especies y el proceso continúa iterativamente hasta converger en una solución que es única e independiente de las ponderaciones iniciales o posiciones de los sitios en el gradiente. Esta propiedad determina que AC sea una técnica de análisis indirecto de gradiente, ya que, a diferencia de WA, no requiere un conocimiento *a priori* del gradiente ambiental.

La Figura 6 muestra la representación de sitios y especies del subconjunto de censos de Laprida (Cuadro 6) en los primeros ejes del análisis de correspondencia. Para interpretar el resultado del ordenamiento indirecto se requiere información adicional que permita identificar los principales factores ambientales subyacentes. En la Figura 6 del capítulo de Batista *et al.,* en este libro, están representadas algunas características del suelo de los sitios correspondientes a cinco censos de vegetación (4 coinciden con los del ejemplo analizado). En la misma figura se observa la posición topográfica de los sitios, la profundidad del horizonte cálcico cementado, el grado de halomorfismo indicado por perfiles de

salinidad, pH y saturación sódica. También se indica la unidad de paisaje a la que corresponde cada sitio. La unidad A1 corresponde a lomas alargadas de origen eólico y la unidad B_2 a planicies extendidas con rumbo NW – SE con rasgos de concentración del escurrimiento.

Esta información permite identificar como principales factores subyacentes el grado de halomorfismo e hidromorfismo edáfico, cuyo efecto sobre la composición florística está representado a lo largo de los ejes de la Figura 6. Sobre el gráfico del ordenamiento puede volcarse más información acerca de los censos de vegetación (cobertura de las principales especies, diversidad, cobertura total) para reflejar otros aspectos del diseño del gradiente de vegetación. De esta manera el ordenamiento provee un resumen gráfico de la variación de un área. Se puede reunir en el mismo una gran cantidad de información que represente de manera coherente las relaciones entre especies, comunidades y ambientes. Una vez realizado el ordenamiento, la vegetación puede ser descripta refiriéndose a segmentos del mismo.

Análisis de Correspondencia Corregido (DCA)

El DCA fue desarrollado por (Hill y Gauch, 1980) en el intento de resolver dos problemas del análisis de correspondencia: el efecto de arco y la compresión en los extremos de los ejes. El efecto de arco aparece cuando, en determinadas circunstancias, el segundo eje del análisis resulta bastante aproximado a una función cuadrática del primero. En ese caso, la configuración de los puntos en el plano de los dos primeros ejes de ordenamiento se asemeja a una parábola (forma de arco o herradura, Fig. 7). El segundo problema se refiere a que pa-res de sitios con disimilitud equivalente en composición florística, aparecen más separados en la zona central del primer eje que en los extremos.

La corrección consiste en un ajuste *ad-hoc* para el AC, sin verdadera justificación teórica (Wartenberg *et al.,* 1987; Minchin, 1987) y podría introducir artefactos adicionales en los resultados, enmascarando gradientes menos importantes (Greenacre 1984; van Groenewoud, 1992). Sin embargo, el DCA fue adoptado con entusiasmo por muchos ecólogos y probablemente haya sido la técnica de ordenamiento más utilizada para datos de comunidades. Este fenómeno podría atribuirse a la gran difusión que tuvieron los paquetes estadísticos DECORANA y su sucesor PCORD entre los ecólogos de comunidades, ya que no ocurrió en otras áreas de la ciencia, donde el análisis de correspondencia es aplicado ampliamente pero el DCA no tuvo ninguna aceptación.

Análisis de Correspondencia Canónico (CCA)

Al igual que el AC, el ACC maximiza la correspondencia entre los puntajes de sitios y especies. Sin embargo, esta técnica restringe los puntajes de sitios a combinaciones lineales de las variables ambientales. Debido a esta restricción, la variación explicada es menor o igual que en el AC. Si una combinación lineal

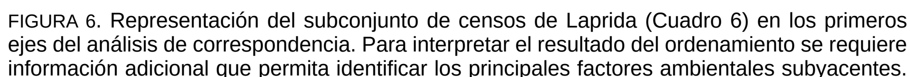


FIGURA 6. Representación del subconjunto de censos de Laprida (Cuadro 6) en los primeros ejes del análisis de correspondencia. Para interpretar el resultado del ordenamiento se requiere información adicional que permita identificar los principales factores ambientales subyacentes.

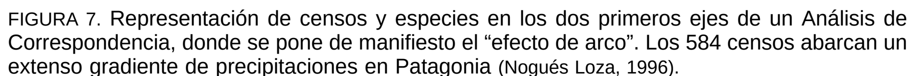


FIGURA 7. Representación de censos y especies en los dos primeros ejes de un Análisis de Correspondencia, donde se pone de manifiesto el “efecto de arco”. Los 584 censos abarcan un extenso gradiente de precipitaciones en Patagonia (Nogués Loza, 1996).

de las variables ambientales se encuentra fuertemente relacionada a la composición de especies, el ACC creará con esas variables el eje de ordenamiento que más diferencie a las curvas de respuesta de las especies. El segundo eje y los siguientes también van a maximizar la dispersión de las especies sujetos a la restricción de ser combinaciones lineales de las variables ambientales y ortogonales a los ejes anteriores.

Al igual que en el análisis de regresión, los resultados del ACC son fuertemente dependientes de la escala en que se miden las variables explicatorias. Desafortunadamente no podemos conocer *a priori* cual es la mejor transformación para los datos de cada variable, ni se puede asegurar que la escala de medición coincida con la que utilizan las plantas en su percepción del ambiente. Sin embargo, en algunos casos como es el de las concentraciones químicas en los suelos, no se espera que las respuestas de las plantas sean lineales. Una diferencia de 10 ppm es mucho más significativa en bajas concentraciones que en altas. En estos casos es más realista una transformación logarítmica que la escala lineal. El ACC también coincide con el análisis de regresión en las limitaciones de interpretación. Claramente, la correlación encontrada no debe ser tomada como señal de causalidad y las variables que aparecen como fuertemente explicatorias pueden simplemente relacionarse con el verdadero gradiente determinante de la vegetación que no se haya medido.

Los objetivos definen el protocolo del estudio

La descripción de la vegetación obtenida en un estudio depende en buena medida de la elección de las variables de observación, de las técnicas de muestreo, de la selección de variables y transformaciones de los datos, de las medidas de disimilutud utilizadas y de las técnicas de clasificación y/u ordenación. A lo largo del estudio, el investigador realiza una serie de elecciones que actúan como filtros (Allen y Wyleto, 1983). Estos filtros afectan y regulan el flujo de información desde la realidad estudiada hasta los resultados que se comunican (Fig. 8). Como cada investigación emprendida se fundamenta en objetivos particulares que requieren enfatizar distintos aspectos de la realidad bajo estudio, no existe, ni es deseable que exista un protocolo estándar para esta secuencia de elecciones.

Estudios de la heterogeneidad del pastizal de la Pampa Deprimida

Varias de las figuras y cuadros que ilustraron los distintos métodos expuestos en este capítulo se relacionan con estudios de la vegetación de la Pampa Deprimida. A continuación se relatan las motivaciones que guiaron algunos de esos estudios, para ilustrar distintas instancias en el avance del conocimiento de la vegetación de una región durante el cual surgen nuevas preguntas que requieren ser abordadas en diferentes escalas.

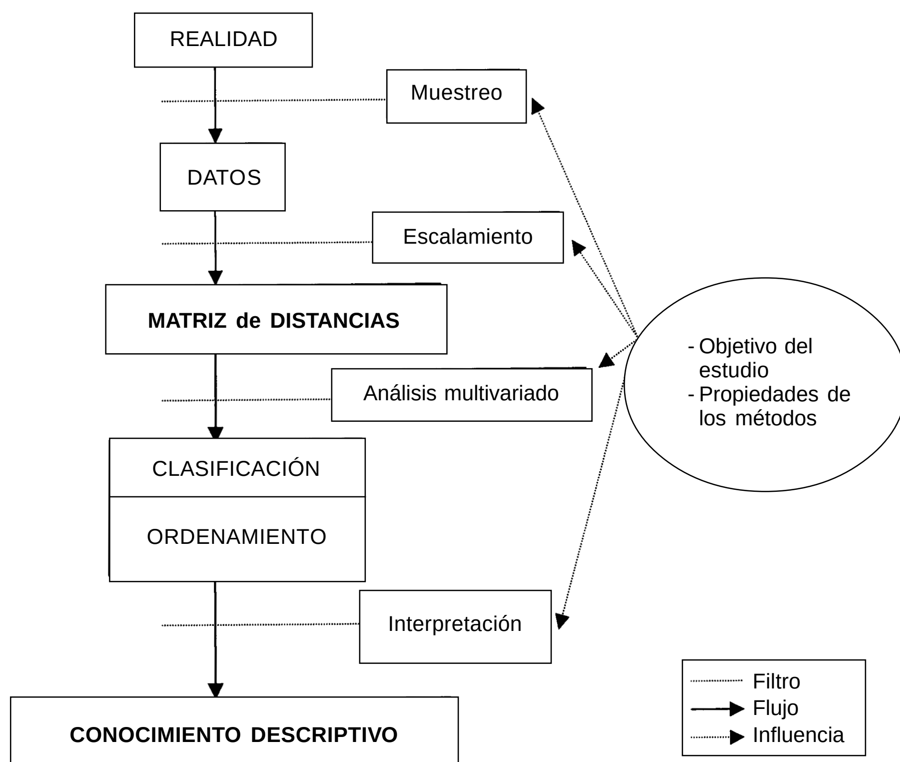


FIGURA 8. El investigador realiza, a lo largo del estudio, una serie de elecciones que actúan como filtros, modificando en cada paso el flujo de información hasta alcanzar el conocimiento descriptivo buscado.

Los primeros inventarios

Una región particular, tal como la del partido de Verónica, en la provincia de Buenos Aires, presenta una manifiesta heterogeneidad fisonómica: tiene bosques, pastizales y cultivos. Si se toman los pastizales como objeto de estudio, una rápida recorrida por la región permite observar que el elenco de las especies que componen la vegetación cambia siguiendo generalmente las divisiones de las parcelas y que a veces, aún dentro de las parcelas, hay cambios de elencos con límites bien definidos en el espacio. Es decir que se reconocen "stands" distintos. Esta observación hizo suponer que la caracterización florística de cada "stand" distinto y una posterior clasificación permitiría definir los tipos de comunidades de la región y reconocer su relación con la heterogeneidad topográfica, edáfica y de uso de la región. El primer inventario fitosociológico de vegetación de esa

región (1967/68) abarcó los partidos de Magdalena, Verónica y Brandsen. En principio se interpretaron fotos aéreas para elegir las áreas de relevamiento intensivo, donde luego se ubicaron los sitios de muestreo ("stands") y se determinó el área mínima necesaria para capturar una parte importante de la composición florística del "stand". Se realizaron 330 censos de vegetación en los que se identificaron 289 especies. En aquel momento, las tablas fueron ordenadas manualmente, copiando, cortando y pegando grandes planchas de papel cuadriculado. Si bien los resultados de este inventario fueron publicados unos cuantos años después (León *et al.,* 1979), la tabla reducida ordenada circuló rápidamente entre los investigadores y fue utilizada para identificar las comunidades en el campo.

Simultáneamente, en la década del 60, en el marco del International Biological Program (IBP), se iniciaron estudios de la estructura y el funcionamiento de diversos ecosistemas del mundo (en USA, Cánada, Alemania, etc.). En la Pampa Deprimida, urgía encontrar sitios representativos donde estudiar las características estructurales y funcionales del pastizal, a los efectos de proponer normas de manejo que permitieran su aprovechamiento sustentable. En particular, un mejor conocimiento de estos ecosistemas naturales serviría para proponer alternativas de manejo al reemplazo de las comunidades nativas por pasturas fertilizadas de *Festuca*, *Phalaris*, *Dactylis*, *Agropiron*, *Lolium* y *Trifolium* promovido por una política de crédito oficial.

El método fitosociológico utilizado para definir y caracterizar las comunidades del pastizal del norte de la Pampa Deprimida (en los partidos de Magdalena, Verónica y Brandsen) había resultado operativo y los resultados que producía resultaban adecuados para las nuevas necesidades: cualquier interesado en la heterogeneidad de la vegetación de la región podría, mediante el uso de una tabla fitosociológica y un buen conocimiento de la flora, reconocer los distintos tipos de comunidades y seleccionar los sitios adecuados para realizar estudios intensivos. En consecuencia, se realizó un segundo relevamiento muy expeditivo en un área representativa del centro de la Depresión del Salado, que concluyó aproximadamente en un año de trabajo, incluyendo la etapa preparatoria de estudio de paisajes por fotointerpretación (León *et al.,* 1975; León 1975; Burkart *et al.,* 1990). Al igual que el inventario del norte de la región, éste también fue realizado en una transección regional de sentido EW de manera de incluir los gradientes máximos de variaciones de suelos, de continentalidad y de geomorfología (Etchevere, 1961; Tricart, 1973).

A partir de los resultados de este último estudio fitosociológico, se iniciaron en 1971 estudios relacionados con el IBP en "stands" de las dos comunidades en las cuales se esperaba un mayor impacto de las prácticas racionales de manejo del pastizal natural por ser las que ocupaban las mayores superficies y tenían mayor potencialidad productiva. Estos estudios permitieron descripciones muy útiles relacionadas con los aspectos estructurales y funcionales de ambas o de alguna de ellas: fenología, productividad y estratificación, que posibilitaron la

descripción de sus estados y transiciones (León y Bertiller, 1982; Sala *et al.,* 1986; Oesterheld y Sala, 1990, 1994; León y Burkart, 1998) y sus relaciones con los suelos (Berasategui y Barberis, 1982; Lavado y Taboada, 1987; Batista, 1991; Batista y León 1992), con el pastoreo (Rusch y Oesterheld, 1997; Chaneton *et al.,* 2002) y con las inundaciones (Insausti y Soriano 1987; Insausti *et al.,* 1999).

Pastizales dominados por una especie nativa cespitosa

Un problema que presentó cierto grado de complejidad fue el relacionado con los pastizales dominados por la gramínea cespitosa *Paspalum quadrifarium*, comunes en la vegetación de toda la Región Pampeana y Mesopotámica. En su descripción de la vegetación de la Depresión del Salado, Vervoorst (1967) diferenció el pajonal de *P. quadrifarium* como una comunidad distinta que ubicó en un mapa sinóptico de comunidades de la región como puntos superpuestos sobre varias de las comunidades restantes. El alto porte de los individuos de esta especie y su sociabilidad hacían pensar que su presencia y dominancia en ambientes con variado grado de halo- e hidromórfismo podría deberse a que esta gramínea se comporta como una especie ingeniera determinante de las características de la comunidad (Jones *et al.,* 1997). Sin embargo, era también posible que *P. quadrifarium* tuviese gran amplitud ecológica, como resultado de su plasticidad o de su riqueza en ecotipos, y en realidad dominase diferentes tipos de comunidad.

Con el objetivo de conocer la relación de esta especie con las comunidades del área se realizaron censos fitosociológicos en “stands” con uso pastoril donde esta gramínea estaba presente con cierto grado de dominancia. Para determinar y describir la variación en composición de especies entre los sitios dominados por *P. quadrifarium* los censos fueron clasificados en función de la presencia y la ausencia de las especies acompañantes, lo cual puso en evidencia que existían tres comunidades diferentes (Fig. 2), asociadas con ambientes mesofíticos, húmedos y halomórficos, respectivamente. La comparación con grupos de censos realizados en sitios que ocupaban las mismas posiciones en el paisaje (características topográficas y edáficas semejantes a los tres grupos definidos) pero en los que *P. quadrifarium* estaba ausente, mostró que la dominancia de esta gramínea cespitosa estaba asociada con una mayor presencia de gramíneas y de especies perennes y con una menor invasión de especies exóticas (Perelman *et al.,* 2003).

La síntesis regional

Cuatro inventarios fitosociológicos del pastizal de la Pampa Deprimida, los dos mencionados más arriba (León *et al.,* 1979; Burkart *et al.,* 1990) más otros dos realizados en el sur de la Depresión del Salado y en la Depresión de Laprida (Batista *et al.,* 1988; Burkart, *et al.,* 1998), fueron sintetizados en un análisis que

permitió señalar las similitudes y las particularidades de las comunidades descriptas en cada una de las áreas estudiadas y evaluar los patrones de diversidad en distintas escalas (Perelman *et al.,* 2001). La clasificación y el ordenamiento conjunto de los 750 censos de vegetación realizados en los cuatro inventarios pusieron de manifiesto que las diferentes comunidades de la región están más fuertemente asociadas con la heterogeneidad ambiental en la escala del paisaje que con la heterogeneidad de escala regional. Al abarcar la región entera, parecía lógico que se manifestaran cambios en la vegetación determinados por diferencias en el macroclima asociadas con la latitud y por la disponibilidad y el arribo de las semillas de distintas especies. Sin embargo, sólo se observó este tipo de reemplazo de especies en los pastizales mesofíticos, ubicados en posiciones convexas del terreno, con suelos profundos y bien drenados. En estos ambientes sin restricciones de inundación ni salinidad se evidencia una disminución gradual con la latitud en la abundancia relativa de las especies de gramíneas de metabolismo fotosintético C4 respecto de las de metabolismo C3. Por el contrario, los pastizales y praderas húmedas al igual que las estepas halofíticas no presentan variaciones en la composición florística relacionadas con el gradiente latitudinal. Más aún, en cualquier latitud dentro de la región, las estepas halofíticas tienen una cobertura de pastos de metabolismo C4 (mayormente de crecimiento estivo-otoñal) tres veces mayor que la de pastos de metabolismo C3 (de crecimiento invierno-primaveral).

La transformación del paisaje por el hombre

La síntesis regional mostró que, en la Pampa Deprimida, las diferencias en composición florística, diversidad y estacionalidad entre comunidades que ocupan distintas posiciones en el paisaje son mucho más importantes que la variación de las comunidades entre los diferentes paisajes de la región. Por tal motivo, la conservación de la diversidad de estos pastizales requiere mantener la heterogeneidad determinada por las diferencias entre comunidades. En este sentido, cobra importancia el estudio de la transformación del paisaje por la actividad humana.

El uso predominante de estos pastizales es la ganadería extensiva pero también, con cierta frecuencia, se rotura el suelo del pastizal para cultivar mezclas de varias especies forrajeras. Transcurridos varios años de la instalación de las pasturas, las especies del pastizal reemplazado recolonizan el ambiente y desplazan a las cultivadas, de manera que en antiguas pasturas (de más de 15 años) se evidencia una importante recuperación del número de especies originales (León y Oesterheld, 1982). Para estudiar el impacto de esta práctica se seleccionaron siete pares de potreros colindantes con historia de uso contrastante (uno de pastizal natural y el vecino de antigua pastura, ambos bajo pastoreo continuo) en los que se realizaron censos de vegetación en puntos equidistantes sobre una línea que atravesaba el máximo gradiente topográfico

del potrero (GHERSA *ET AL.*, en prensa). Se observó que, en las antiguas pasturas, la heterogeneidad de la vegetación característica de los pastizales naturales, asociada con el sutil gradiente topográfico, se encuentra desdibujada. Mediante el índice de disimilitud de Jaccard se evaluaron las diferencias en composición florística entre las comunidades de los ambientes más extremos dentro de lotes de pastizal que presentaban distinta historia de uso y se observó que en los pastizales naturales las diferencias eran mayores que en las antiguas pasturas. En censos realizados en sitios clausurados al pastoreo vacuno las diferencias fueron aún mayores, evidenciando que los distintos grados de intervención por la actividad pecuaria en esta región contribuyen de manera creciente a la homogenización del paisaje.

Bibliografía

-ALLEN, T.F.H. and E. P. WYLETO. 1983. A hierarchical model for the complexity of plant communities. *Journal of Theoretical Biology* 101: 529-540

-ANDERBERG, M.R. 1973. Cluster analysis for applications. Academic, New York. 373pp.

-AUSTIN, M. 1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio* 42: 11-21.

-BATISTA, W.B.; R.J.C. LEÓN y S.B. PERELMAN. 1988. Las comunidades vegetales de un pastizal natural de la región de Laprida. *Phytocoenologia* 16: 465-480.

-BATISTA, W.B. 1991. Correspondencia entre comunidades vegetales y factores edáficos en el pastizal de la Pampa Deprimida. MSc thesis, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

-BATISTA, W.B. y R.J.C. LEÓN. 1992. Asociación entre comunidades vegetales y algunas propiedades del suelo en el centro de la Depresión del Salado. *Ecología Austral* 2: 47-55.

-BERASATEGUI, L.A. y L.A. BARBERIS. 1982. Los suelos de las comunidades vegetales de la región de Castelli-Pila, Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). *Rev. Fac. Agronomía*, *(UBA).* 3: 13-25.

-BERENDSOHN, W.G.; A. ANAGNOSTOPOULOS; G. HAGEDORN; J. JAKUPOVIC; P.L. NIMIS; B. VALDÉS; A. GÜNTSCH; R.J. PANKHURST and R.J. WHITE. 1999. A comprehensive reference model for biological collections and surveys. *Taxon* 48: 511-562.

-BRAUN-BLANQUET, J. 1950. Sociología vegetal. Estudio de las comunidades vegetales. Acme Agency, Buenos Aires. 134 pp. S.E. Burkart; R.J.C. León; S.B. Perelman and M. Agnusdei. 1998. The Grasslands of the flooding Pampa (Argentina): floristic heterogeneity of natural communities of the southern Río Salado basin. *Coenoses* 13(1): 17-27.

-BURKART, S.E.; R.J.C. LEÓN y C.P. MOVIA. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* 30: 27-69.

-CHANETON, E.J.; S.B. PERELMAN; M. OMACINI and R.J.C. LEÓN. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.

-CLEMENTS, F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Publications Carnegie Institute*, Washington 242: 1-512.

-CLEMENTS, F.E. 1928. Plant Succession and Indicators. Wilson, New York. 453 p.

-DIGBY, P.G.N. and R.A. KEMPTON. 1991. Multivariate analysis of ecological communities. Chapman & Hall. 206pp.

-ETCHEVERE, P.H. 1961. Bosquejo de regiones geomorfológicas y de drenaje de la República Argentina. *Inf. Invest. Agropec.* 162: 7- 26.

-EVERITT, B. 1977. Cluster Analysis. Heinemann Educational Books, London. 107pp.

-EWALD, J. 2003. A critique for phytosociology. *Journal of Vegetation Science* 14: 291-296.

-GAUCH, H.G. and R.H.WHITTAKER. 1981. Hierarchical classification of community data. *Journal of Ecology* 69: 537-557.

-GAUCH, H.G. Jr. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Univ. Press. Cambridge. UK. 298 pp.

-GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin Torrey Botanical Club* 53: 7-26.

-GREENACRE, M.J. 1984. Theory and applications of correspondence analysis. Academic Press, London. 364 pp.

-HILL, M.O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology* 61: 237-249.

-HILL, M.O. 1974. Correspondence analysis: A neglected multivariate method. *Applied Statistics* 23: 340-354.

-HILL, M.O. and H.G. GAUCH. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.

-HOTELLING, H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal Educational Psychology* 24: 417-441.

-INSAUSTI, P. y A. SORIANO. 1987. Efecto del anegamiento prolongado en un pastizal de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires-Argentina): Dinámica del pastizal en conjunto y de *Ambrosia tenuifolia* (Asteraceae). *Darwiniana* 28: 397-403.

-INSAUSTI, P.; E.J. CHANETON and A. SORIANO. 1999. Flooding reverted grazing effects on plant community structure in mesocosms of lowland grassland. *Oikos* 84: 266-276.

-JACCARD, P. 1912. The distibution of the flora of the alpine zone. *New Phytologist* 11: 37-50.

-JONES, C.G.; J.H. LAWTON and M. SHACHAK. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.

-JONGMAN, R.H.G.; C.J. F. Ter BRAAK and O.F.R.Van TONGEREN. 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen, The Netherlands. 299 pp.

-KAUFMAN, L. and P.J. ROUSSEEUW. 1990. Finding groups in data. An introduction to cluster analysis. John Wiley.

-KOLASA, J. and STA PICKETT. 1991. Ecological heterogeneity. Springer Verlag. New York.

-LAVADO, R.S. and M.A. TABOADA. 1987. Soil salinization as an effect of grazing in a native grassland soil in the Flooding Pampa of Argentina. *Soil Use and Management* 3: 143-148.

-LEBART, L.; A. MORINEAU and K.M. WARWICK. 1984. Multivariate descriptive statistical analysis. Wiley, New York.

-LEGENDRE, P. and L. LEGENDRE. 1998. Numerical Ecology. 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam. 853 p.

-LEÓN, R.J.C. y M. OESTERHELD. 1982. Envejecimiento de Pasturas implantadas en el norte de la Depresión del Salado. Un enfoque sucesional. *Revista Facultad de Agronomía (UBA)* 3: 41-49.

-LEÓN, R.J.C. 1975. Las comunidades herbáceas de la región Castelli-Pila. Monografías, CIC, La Plata, 5: 74-107.

-LEÓN, R.J.C.; C. MOVIA y R. VALENCIA. 1975. Relación entre unidades de paisaje, suelo y vegetación, en un área de la región Castelli-Pila, ibidem: 110-132.

-LEÓN, R.J.C.; S.E. BURKART y C.P. MOVIA. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado (Partidos de Magdalena y Brandsen, Pcia. de Bs.As.). Vegetación de la República Argentina, 1-90 pp. Serie Fitogeográfica 17, INTA.

-LEÓN, R.J.C. y M. BERTILLER. 1982. Aspectos fenológicos de dos comunidades del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As.). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 20: 329-347

-LEÓN, R.J.C. y S.E. BURKART. 1998. The flooding Pampa grassland: alternatives states. *Ecotropicos* 11(2): 121-130.

-LEÓN, R.J.C.; G.M. RUSCH y M. OESTERHELD. 1984. Pastizales pampeanos-impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12: 201-218.

-LEÓN, R.J.C. y M. OESTERHELD. 1982. Envejecimiento de Pasturas implantadas en el norte de la Depresión del Salado. Un enfoque sucesional. *Revista Facultad de Agronomía (UBA)* 3: 41-49.

-MINCHIN, P.R. 1987. An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio* 69: 89-107.

-MUELLER-DOMBOIS, D. and H. ELLEMBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology**.** Wiley, New York, 177-210 pp.

-NOGUES LOZA, M. 1995. Caracterización regional de la vegetación de la patagonia extra-andina: sistematización y análisis de la información fitosociológica. Trabajo de Intensificación. Facultad de Agronomía. UBA.

-NOGUÉS LOZA, M. 1996. Caracterización regional de la vegetación de la Patagonia Extrandina: sistematización y análisis de la información fitosociológica. Trabajo de intensificación para optar al grado de Ingeniero Agrónomo. FAUBA.

-OESTERHELD, M. and O.E. SALA. 1990. Effects of grazing on seedling establishment. The role of seed and safesite availability. *Journal of Vegetation Science* 1: 353-358.

-OESTERHELD, M. y O.E. SALA. 1994. Modelos ecológicos tradicionales y actuales para interpretar la dinámica de la vegetación: El caso del pastizal de la Pampa Deprimida. *Revista Argentina de Producción Animal* 14: 9-14.

-PALMER, M.W. 1993. Putting things in even better order: The advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74: 2215-2230.

-PERELMAN S.B.; S.E. BURKART and R.J.C. LEÓN. 2003. The role of a native tussock-grass (*Paspalum quadrifarium*) in structuring plant communities in the Flooding Pampa grasslands, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 12: 225-238

-PERELMAN, S.B.; R.J.C. LEÓN and M. OESTERHELD. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89 (4): 562-577.

-PIELOU, E.C. 1984. The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination. J.Wiley & Sons, New York. 263 pp.

-RUSCH, G.M. and M. OESTERHELD. 1997. Relationship between productivity and species functional group diversity in grazed and non-grazed pampas grassland. *Oikos* 78: 519-526.

-SALA, O.E.; M. OESTERHELD; R.J.C. LEÓN and A. SORIANO. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.

-SNEATH, P.H.A. 1957. The application of computers to taxonomy. *Journal General Microbiology,* 17: 184-200.

-SOKAL, R.R. and C.D. MICHENER. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Science Bulletin* 38: 1409-1438.

-SOKAL, R.R. and P.H.A. SNEATH. 1963. Principles of numerical taxonomy. Freeman, San Francisco.

-SORENSEN, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation of Dannish commons. *Biol. Skrifter* 5: 1-34.

-Ter BRAAK, C.J.F. 1985. Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* 41: 859-873.

-Ter BRAAK, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.

-Ter BRAAK, C.J.F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69-77.

-Ter BRAAK, C.J.F. and I.C. PRENTICE. 1988. A theory of gradient analysis. *In: Advances in Ecological Research* 18: 271-317.

-TRICART, J.L.F. 1973. Geomorfología de la Pampa Deprimida. Col. Cient. XII. I.N.T.A. Buenos Aires.

-Van GROENEWOUD, H. 1992. The robustness of correspondence, detrended correspondence and TWINSPAN análisis. *Journal of Vegetation Science* 3: 239-246.

-VERVOORST, F.B. 1967. Las comunidades Vegetales de la Depresión del Salado (Prov. Buenos Aires). *Serie Fitogeográfica* 7. I.N.T.A. Buenos Aires.

-WARTENBERG, D.; S. FERSON and F.J. ROHLF. 1987. Putting things in order: a critique of detrended correspondence analysis. *American Naturalist* 129: 434-448.

-WHITTAKER, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42: 207-264.

-WHITTAKER, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

-WHITTAKER, R.H. 1975. Communities and ecosystems. Mac Millan, New York.383pp.

-WHITTAKER, R.H. 1973. Ordination and classification of communities. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. 737pp.

-WIENS, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 7: 81-120.